



2025 | 16-20
GIJÓN | JUNIO

9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-1546

Actas del Noveno Congreso Forestal Español
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**
ISBN: **978-84-941695-7-1**

Organiza





Anticipándonos al futuro de las dehesas mediterráneas: el posible papel amortiguador del árbol bajo condiciones más áridas

PÉREZ-RAMOS, I. M. (1), CAMBROLLÉ, J. (2), DOMÍNGUEZ-NÚÑEZ, M. T. (3), FERNÁNDEZ-REBOLLO, P. (4), GALLEGO-TÉVAR, B. (1, 2), GIL-MARTÍNEZ, M. (3), GUTIÉRREZ, E. (1), HIDALGO-GALVEZ, M. D. (5), MARTINS-NOGUEROL, R. (2) & MATÍAS, L. (2)

(1) Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (IRNAS-CSIC), Av. Reina Mercedes, 10, 41012, Sevilla, España.

(2) Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, 41012, Sevilla, España

(3) Departamento de Cristalografía, Mineralogía y Química Agrícola, Universidad de Sevilla, 41012, Sevilla, España

(4) Departamento de Ingeniería Forestal, Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica y de Montes ETSIAM, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España.

(5) Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo (Fundación CEAM). Unidad de Investigación Conjunta Universidad de Alicante-CEAM, Universidad de Alicante, 03690, San Vicente del Raspeig, Alicante, España.

Resumen

La dinámica y el funcionamiento de las dehesas mediterráneas están siendo amenazados por el incremento de aridez pronosticado por los modelos de cambio climático. Los árboles podrían ejercer un efecto mitigador en estos ecosistemas, pero aún se sabe muy poco sobre este papel potencial. Para ello, diseñamos un experimento manipulativo de exclusión de lluvia y aumento de temperatura en dehesas del sur de España, con parcelas experimentales repartidas equitativamente en los dos hábitats más representativos (bajo árbol y pastizal). Los escenarios climáticos alteraron la comunidad de herbáceas y, como consecuencia, algunas propiedades ecosistémicas se vieron modificadas significativamente. Por un lado, el calentamiento experimental aumentó la productividad primaria neta, pero redujo la digestibilidad del pasto. Por otro lado, el incremento de aridez redujo la productividad del pasto, pero aumentó su contenido en proteínas y lípidos totales. Finalmente, el aumento de temperatura aumentó la tasa de respiración del suelo, pero redujo la tasa de descomposición de hojarasca, probablemente inducido por cambios en las características morfológicas y/o químicas de la vegetación. Algunos de estos efectos inducidos por el clima fueron más pronunciados en los pastizales, lo que sugiere un papel amortiguador de los árboles en la mitigación del impacto del cambio climático.

Palabras clave

Calentamiento, cambio climático, pastos, propiedades ecosistémicas, sequía.



1. Introducción

Los ecosistemas terrestres se encuentran cada vez más expuestos a alteraciones climáticas sin precedentes, que pueden llegar a amenazar su persistencia y funcionamiento a medio-largo plazo. En particular, los ecosistemas mediterráneos se consideran un “hotspot” de biodiversidad (MYERS et al., 2000), pero también de vulnerabilidad a las condiciones de mayor aridez pronosticadas por los modelos de cambio climático (OCHOA-HUESO et al., 2017). Entre los ecosistemas mediterráneos destacan los sistemas de dehesas, cuya relevancia ecológica y socio-económica se manifiesta no solo por su enorme extensión en Europa y otras regiones del mundo, sino también por la alta diversidad de servicios ecosistémicos que proporcionan (MARAÑÓN et al., 2020). Entre éstos destaca la producción de pastos para el ganado, su papel como reservorios de carbono, su alto valor cultural para el ecoturismo y la recreación, así como su capacidad para el aprovisionamiento de multitud de productos (corcho, cultivo de cereales, madera, carbón, setas, etc.). Sin embargo, la sostenibilidad y persistencia a largo plazo de estos ecosistemas han sido seriamente cuestionadas en las últimas décadas debido al aumento de la temperatura y al notable descenso del nivel de precipitaciones (IPCC, 2021). Estas condiciones de mayor aridez podrían alterar la diversidad y composición funcional tanto de la vegetación como de la biota del suelo, con fuertes repercusiones sobre una serie de propiedades ecosistémicas clave.

Estudios previos han detectado un impacto diferencial del cambio climático según la identidad del estresor abiótico. Por un lado, un aumento de la temperatura tiende a adelantar la madurez de las plantas e incrementar su rendimiento fotosintético, lo que se traduce en una mayor eficiencia en el uso de nutrientes y una productividad primaria neta más elevada (MARTÍNEZ et al., 2014; VICIEDO et al., 2019). Sin embargo, el calentamiento reduce el periodo en el que la biomasa vegetal muestra una calidad óptima, aumentando el contenido de fibras y lignina y reduciendo así su digestibilidad (ANSQUER et al., 2009; DUMONT et al., 2015; LEE et al., 2017; HABERMANN et al., 2019b). Este aumento de la biomasa vegetal mediado por la temperatura reduce la cantidad de luz que llega al suelo y puede dificultar la germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas de determinadas especies (MILBERG et al., 2000; KOLB et al., 2016). Así, las especies con menor capacidad competitiva podrían ser sustituidas por otras con rasgos mejor adaptados para la captación lumínica, potenciando su dominancia y provocando una disminución de la diversidad vegetal. Además, la temperatura afecta a varios procesos biogeoquímicos que acontecen en el suelo, como la descomposición de la materia orgánica o el metabolismo radicular y microbiano (RAICH et al., 2002; FLANAGAN et al., 2013), siendo considerada el factor más importante que controla la respiración del suelo en ecosistemas de todo el mundo (WANG et al., 2014; L. LIU et al., 2016).

Por otro lado, una disminución del nivel de precipitaciones puede conllevar un decremento en la producción y calidad del pasto dado que el déficit hídrico limita el crecimiento y el desarrollo de nuevos órganos, acelera la senescencia de las hojas, altera el contenido de fibras y azúcares, y reubica los diferentes nutrientes y carbohidratos de las hojas a las raíces, disminuyendo así la digestibilidad del pasto (ROSA et al., 2009; DURAND et al., 2010; DUMONT et al., 2015). Además, un incremento del estrés hídrico podría alterar la comunidad vegetal, dificultando el establecimiento y la supervivencia de las especies con mayores requerimientos de agua (WANG et al., 2010; WESTERN et al., 2015).



Finalmente, existe muy poca información sobre cómo ambos estresores climáticos podrían influir en otros rasgos nutricionales del pasto, más allá de su digestibilidad. Estudios recientes han demostrado que el contenido de proteínas y lípidos influye significativamente en la nutrición del ganado y en los productos alimenticios derivados de él (GLASSER et al., 2013; SU et al., 2022). Además de la proteína bruta, un suministro adecuado y equilibrado de aminoácidos, especialmente de aminoácidos esenciales, es crucial para un óptimo crecimiento y desarrollo del ganado. La ingesta de estos compuestos es particularmente relevante, pues deben obtenerse necesariamente a través de la dieta, ya que la mayoría de los animales no tienen capacidad para sintetizarlos (WU et al., 2014). A pesar del indudable valor de todos estos estudios, comprender el efecto individual de ambos motores de cambio climático proporciona una visión parcial del panorama general, ya que uno de ellos puede amplificar o atenuar el impacto del otro. Por lo tanto, para predecir con precisión el impacto del cambio climático en la dinámica poblacional y el funcionamiento de los ecosistemas, es fundamental evaluar los efectos combinados e interactivos del calentamiento y la sequía.

Sería esperable que la incidencia del cambio climático sobre la vegetación y el funcionamiento de estos ecosistemas sea espacialmente heterogénea debido al mosaico de condiciones bióticas y abióticas originado por los árboles dispersos que caracterizan a los sistemas de dehesas. De este modo, los árboles reducen el estrés abiótico al atenuar la temperatura del aire y el suelo, disminuyen la evapotranspiración y con ello aminoran el estrés hídrico de las comunidades herbáceas que crecen bajo sus copas (FROST Y MCDOUGALD, 1989; BELSKY, 1994; MORENO, 2008). Además, los árboles favorecen la elevación hidráulica desde las capas más húmedas del suelo (Ludwig et al., 2003; 2004a, b) y mejoran la infiltración de agua (JOFFRE & RAMBAL, 1988). Asimismo, la descomposición de su hojarasca proporciona un mayor aporte de nutrientes y materia orgánica al suelo, lo que mejora la calidad del pasto que crece bajo la copa de los árboles (LUDWIG et al., 2008; CUBERA et al., 2009; BARNES et al., 2011). Todos estos beneficios de los árboles dispersos típicos de las dehesas sugieren que podrían contribuir a mitigar el impacto del cambio climático en el funcionamiento de estos ecosistemas (JENTSCH & BEIERKUHNLEIN, 2008; FAY et al., 2011; TRAMBLAY et al., 2020). Sin embargo, este aspecto ha sido escasamente estudiado de manera experimental en la región mediterránea.

2. Objetivos

El objetivo general de este estudio consiste en analizar de manera experimental el impacto del incremento de temperatura, la disminución del nivel de precipitaciones - y su interacción - sobre la composición del estrato herbáceo, y sus repercusiones en el funcionamiento de ecosistemas mediterráneos de tipo sabana (dehesas). Concretamente, hemos usado una perspectiva multifuncional para analizar los efectos de ambos estresores climáticos sobre una alta variedad de propiedades ecosistémicas clave, tanto a nivel aéreo (productividad primaria neta, digestibilidad del pasto, y contenido proteico, aminoacídico y lipídico de la biomasa vegetal) como a nivel edáfico (tasas de descomposición de la hojarasca y de respiración del suelo). Además, evaluamos el posible efecto del arbolado para mitigar los impactos de los cambios en el clima sobre todas estas propiedades ecosistémicas.

3. Metodología

3.1 Zona de estudio



El área de estudio se encuentra ubicado en la cordillera de Sierra Morena, en el suroeste de España (38° 22' 50,64" N, 4° 45' 27,69" O; Valle de los Pedroches, Córdoba). El clima es de tipo continental-mediterráneo, con una precipitación media anual de 416 mm/año y una temperatura media anual de 15,4 °C. Enero es el mes más frío, con una temperatura media de 5,9 °C, y julio es el más caluroso, con una media de 26,9 °C (estación meteorológica IFAPA, Hinojosa del Duque; 2010-2020, <https://www.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/ifapa/riaweb/web/estacion/14/102>). La vegetación está constituida por un estrato denso de especies herbáceas ($\geq 80\%$), mostrando una riqueza media de $9,6 \pm 0,3$ especies/m² y dominada por herbáceas anuales nativas como *Sinapis alba* L., *Avena sterilis* L., *Erodium moschatum* L. y *Hordeum murinum* L. El estrato arbóreo ocupa aproximadamente el 20% de la cobertura total y está compuesto por individuos aislados de *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp., con una densidad media de $14,5 \pm 1,3$ árboles/ha.

3.2 Diseño experimental

El trabajo experimental se llevó a cabo en tres dehesas próximas entre sí con características similares en cuanto a densidad de árboles, pendiente y orientación. En septiembre de 2016 se instalaron un total de 36 parcelas de muestreo de 4×6 m delimitadas mediante cancelas ganaderas, para evitar posibles daños por parte del ganado. Estas parcelas, cuya distancia mínima entre ellas fue de 20 m, se repartieron equitativamente en las tres fincas de estudio y en los dos hábitats más frecuentes en los ecosistemas de dehesas. Así, la mitad de las parcelas se instalaron bajo la copa de árboles aislados y la otra mitad en pastizal abierto (a más de 10 m de distancia del borde de la copa de los árboles). En cada parcela se colocó una unidad experimental denominada "control" (cuadro de $2,5 \times 2,5$ m) expuesta a las condiciones actuales de temperatura y precipitación, y tres unidades donde se manipularon las condiciones climáticas ("calentamiento", "sequía" y su combinación "calentamiento + sequía"), con el fin de simular los cambios pronosticados para el periodo 2040-2070 en el área mediterránea (IPCC, 2021). Para reproducir el aumento de temperatura previsto (tratamiento de "calentamiento"), en cada parcela se instalaron cuatro cámaras abiertas en su parte superior [OTCs, del inglés Open Top Chambers, Marion et al. (1997)], que aumentan entre 2 y 3 °C la temperatura del interior. Estas consisten en tronco-pirámides hexagonales compuestas por paneles inclinados de $40 \times 50 \times 32$ cm de metacrilato sin filtro UV (Faberplast, Madrid) para evitar modificar el espectro de luz y permitir la transmisión de longitudes de onda entre 280 y 750 nm. El tratamiento de "sequía" se simuló mediante la construcción de casetas de exclusión de lluvia ($2,5 \times 2,5 \times 1,5$ m), con 6 canaletas de metacrilato en forma de "V" (de 11 cm de ancho y una separación de 36 cm entre sí), inclinadas con un ángulo de 20° siguiendo el diseño de MATÍAS et al. (2012). Éstas reducen un tercio la cantidad total de la precipitación que cae sobre la superficie del suelo (YAHDJIAN & SALA, 2002). Bajo estas casetas de exclusión de lluvia se colocaron dos de las cuatro OTCs instaladas en cada parcela para analizar el impacto del aumento de temperatura y la exclusión de lluvia simultáneamente (tratamiento "calentamiento + sequía"). El diseño experimental resultó en un total de 144 unidades experimentales (3 dehesas \times 2 hábitats \times 4 tratamientos climáticos \times 6 réplicas).

3.3 Muestreo de la vegetación

Con el fin de determinar la composición de especies en cada una de las 144 unidades experimentales, se realizaron dos censos anuales: uno a principios de



primavera para identificar especies de floración más temprana (mediados-finales de marzo) y otro a finales de primavera para recoger aquellas especies de fenología más tardía (finales de abril-principios de mayo), incluyendo así todo el espectro fenológico de floración. Dichos censos se realizaron usando cuatro cuadros de PVC de 21 × 21 cm divididos a su vez en 9 cuadrículas de 7 × 7 cm, donde se contabilizaron las especies más abundantes y el número de cuadrículas en las que aparecía cada una de ellas. Las frecuencias de las especies se calcularon en cada una de las 144 unidades experimentales a partir del número de cuadrados donde estuvo presente cada una de ellas.

3. 4 Cuantificación de propiedades ecosistémicas

Para cuantificar la productividad primaria neta se recolectó la biomasa aérea producida en cada una de las 144 unidades experimentales utilizando cuadrantes de 50 × 50 cm. Las muestras se recogieron al final del ciclo vegetativo (finales de junio) durante tres años consecutivos (2017, 2018 y 2019). Las muestras recolectadas se limpiaron de material no herbáceo y se determinó la biomasa seca con una balanza de precisión después de secarla en una estufa a 60 °C durante 48 horas.

Para estimar la calidad del pasto, se cuantificaron diferentes variables tras moler las muestras de biomasa seca usando un molino IKA. Por un lado, dichas muestras se escanearon con un espectrofotómetro LabSpec 5000 (350-2500 nm; ASD Inc., Boulder, Colorado, EEUU) usando el software IndicoPro6.0 (ASD Inc., Boulder, CO, E.E.U.U.) a fin de calcular el índice de digestibilidad enzimática de la materia orgánica mediante espectroscopia de reflectancia en el infrarrojo cercano (Vis-NIRS, del inglés Visible Near-Infrared Spectroscopy). Por otro lado, se determinó el contenido de proteínas totales mediante microanálisis elemental del contenido de nitrógeno utilizando un analizador LECO CN-828 (St. Joseph, MI, EEUU). El contenido de aminoácidos se evaluó siguiendo el método descrito por ALAIZ et al. (1992). Las muestras se sometieron a hidrólisis utilizando 4 mL de HCl 6 N durante 24 horas a una temperatura de 110 °C bajo una atmósfera de nitrógeno. Posteriormente, las muestras se secaron mediante un evaporador rotatorio y se reconstituyeron en 10 mL de una solución de borato de sodio 1 M a pH 9,0. El proceso de derivatización se llevó a cabo a 50 °C durante 50 minutos utilizando etoximetilenmalonato de dietilo (Sigma Chemical Co., Missouri, EEUU). Para la separación de aminoácidos se empleó un sistema de Cromatografía Líquida de Ultra Alta Eficiencia (UPLC), utilizando una columna de fase inversa (XSelect HSS T3 2.5 µm de 3,0 × 150 mm, Waters, Massachusetts, EEUU) en un sistema de gradiente binario. Finalmente, se determinó el contenido de lípidos totales, siguiendo el método descrito por HARA & RADIN (1978). Para ello, las muestras vegetales se molieron utilizando 5 mL de isopropanol, y la mezcla resultante se calentó a una temperatura de 80 °C durante 15 minutos. Posteriormente, se añadieron 7,5 mL de una solución de hexano:isopropanol en una proporción de 3:2 y la mezcla se agitó vigorosamente. Además, se añadieron 5 mL de una solución de sulfato de sodio al 6,25%. Ésto se centrifugó y la fase superior, que contenía los lípidos, se transfirió a un tubo. La fase acuosa se sometió a otra extracción utilizando 9,4 mL de una solución de hexano:isopropanol. La fase superior obtenida en esta segunda extracción se combinó con la fase previamente recolectada. Los ácidos grasos se metilaron añadiendo 3 mL de una solución de metanol:tolueno:ácido sulfúrico (88:10:2, v/v/v) a 80 °C durante 1 hora. Posteriormente, los ésteres metílicos se extrajeron dos veces con heptano y se



analizaron mediante un cromatógrafo de gases (Perkin-Elmer Clarus 500 equipado con una columna Supelco SP-2380). Se utilizó ácido heptadecanoico como estándar interno para la cuantificación de lípidos y ácidos grasos.

La tasa de descomposición de hojarasca se determinó usando 3 g de hojarasca procedente de las muestras de biomasa vegetal que se recolectaron previamente para estimar la productividad primaria neta. Estas muestras se secaron en la estufa durante 48 horas a 60 °C y se pesaron usando una balanza de precisión. Posteriormente, se introdujeron en bolsas de 9,7 x 10 cm con una luz de malla de 1,5 mm, y se instalaron en el campo a principios de verano (coincidiendo con el pico de senescencia de la comunidad herbácea) en las mismas unidades experimentales de las que procedía la biomasa vegetal. A finales de primavera, se recogieron y se secaron durante 48 horas en la estufa a 60 °C para cuantificar su peso final. Para calcular la tasa de descomposición se utilizó la fórmula descrita por WIDER & LANG (1982).

Finalmente, se tomaron medidas puntuales de respiración de suelo en cada una de las 144 unidades experimentales. La respiración del suelo se midió cada dos meses en 2017, y durante la primavera (mayo) y el otoño (octubre) en 2018, utilizando un analizador de gas infrarrojo LI-6400 con una cámara de flujo de CO₂ 6400-09 (LICOR Inc., Lincoln, NE, USA). Se realizaron tres medidas consecutivas por unidad experimental, generalmente tomadas entre las 11:00 a.m. y las 17:00 p.m. Estas medidas se llevaron a cabo en collares de PVC (diámetro 10,5 × altura 10 cm), instalados en diciembre de 2016 en cada una de las unidades experimentales. Los collares fueron insertados en el suelo a una profundidad de 5 cm, y y la biomasa vegetal aérea fue periódicamente eliminada de su interior para cuantificar únicamente la respiración del suelo (y no de la vegetación). En este manuscrito solo se muestran los resultados de la primavera de 2017, donde se detectaron las mayores diferencias entre tratamientos climáticos.

3.5 Análisis estadístico

Se aplicaron modelos lineales de efectos mixtos (modelo 'lme') para analizar los efectos individuales y combinados del cambio climático y el tipo de hábitat sobre las abundancias relativas de las especies herbáceas dominantes, así como sobre las siete propiedades ecosistémicas cuantificadas en este estudio. En ambos casos, el calentamiento (tratamientos W y WD versus C y D), la reducción de precipitaciones (tratamientos C y W versus D y WD), el tipo de hábitat (bajo árbol versus pastizal) y sus interacciones de dos y tres vías se trataron como efectos fijos. La parcela experimental fue tratada como factor aleatorio. Estos análisis fueron ejecutados en R, utilizando las funciones 'lme' y 'anova.lme'.

4. Resultados

Tanto el aumento de la temperatura como la exclusión de lluvia ejercieron un impacto significativo en la abundancia relativa de algunas especies de plantas. Así, en el interior de las OTCs se registraron valores de abundancia más altos en *Sonchus oleraceus* L., *Avena barbata* PottexLink y *Carduus pycnocephalus* L., pero también una disminución significativa en la abundancia relativa de otras especies, como fue el caso de *Sinapis alba* L., *Erodium moschatum* (L.)L'Hér., *Echium plantagineum* L., *Plantago lagopus* L. y *Medicago polymorpha* L. (Fig. 1A y 1B). La sequía experimental también alteró la composición de especies herbáceas, aumentando la abundancia de *Sinapis alba* y *Carduus pycnocephalus*, y disminuyendo la abundancia de *Bromus diandrus* Roth (Fig. 1A y 1B).

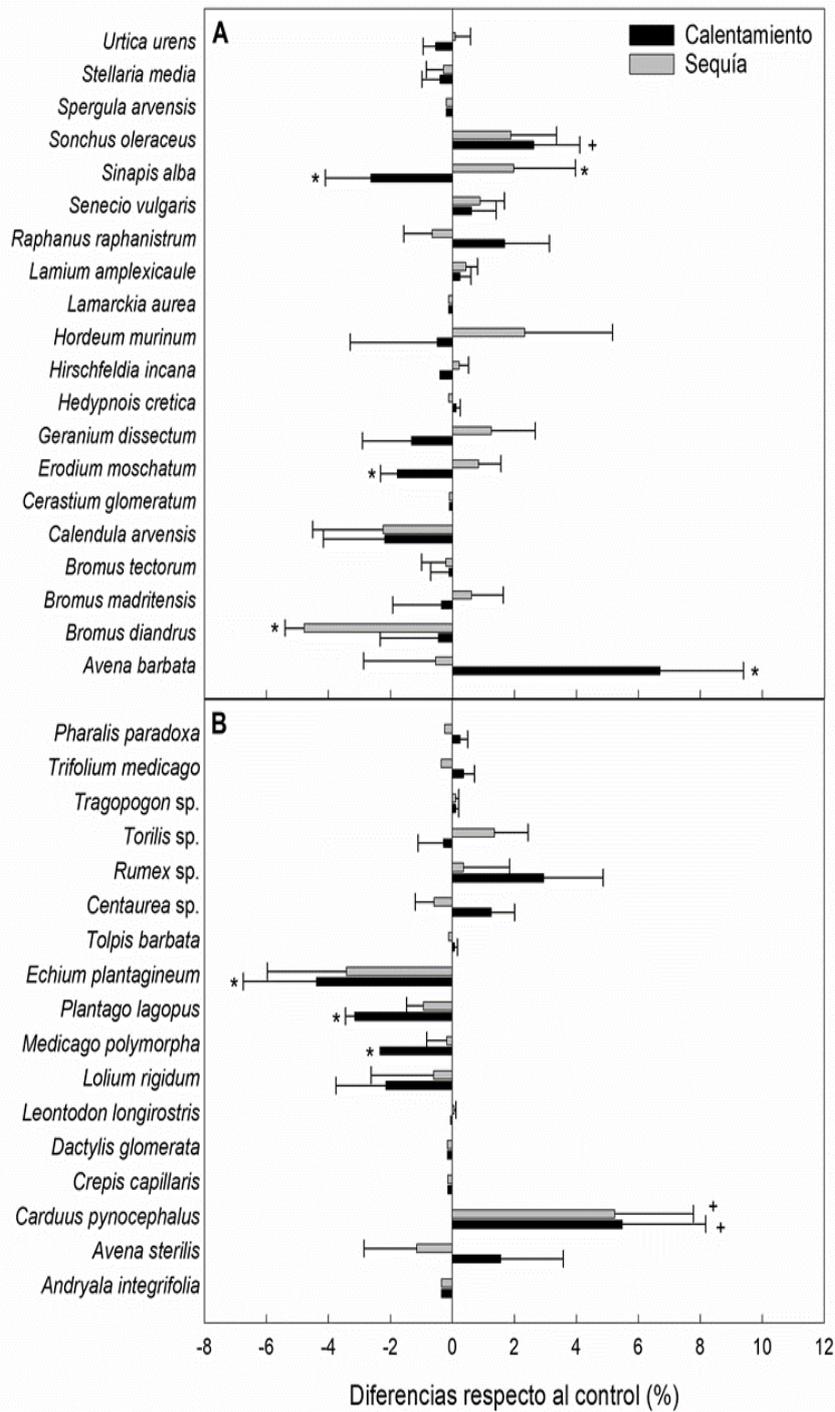


Figura 1. Cambios en la abundancia relativa (%) de especies herbáceas de floración temprana (A) y especies de floración tardía (B) en respuesta al aumento experimental

de temperatura (“Calentamiento”, barras de color negro) y a la reducción de la precipitación (“Sequía”, barras de color gris). Los datos representan diferencias respecto a las condiciones ambientales sin manipulación. Las diferencias estadísticas se indican con un asterisco ($p < 0,05$) o con el símbolo “+” (diferencias marginalmente significativas, $p < 0,1$).

La mayor parte de las propiedades ecosistémicas cuantificadas en este estudio se vieron alteradas en respuesta a los tratamientos climáticos (Fig. 2). Por un lado, el aumento de temperatura aumentó significativamente la productividad primaria neta, pero redujo el grado de digestibilidad del pasto. Por el contrario, la reducción de las precipitaciones provocó una disminución significativa de la productividad primaria neta, pero ningún impacto significativo sobre la digestibilidad del pasto. Sin embargo, dos de las cuatro variables asociadas a la calidad del pasto respondieron significativamente al aumento experimental de sequía, detectándose un mayor contenido de proteínas y lípidos totales en los pastos localizados bajo las infraestructuras de exclusión de lluvia. Por otro lado, las propiedades edáficas también respondieron significativamente a los tratamientos climáticos (Fig. 2). Concretamente, la tasa de respiración de suelo aumentó con mayor temperatura y disminuyó bajo condiciones más secas. Por último, la tasa de descomposición de hojarasca se vio afectada por el aumento de temperatura, registrándose valores mucho más bajos en el interior de las OTCs (Fig. 2).

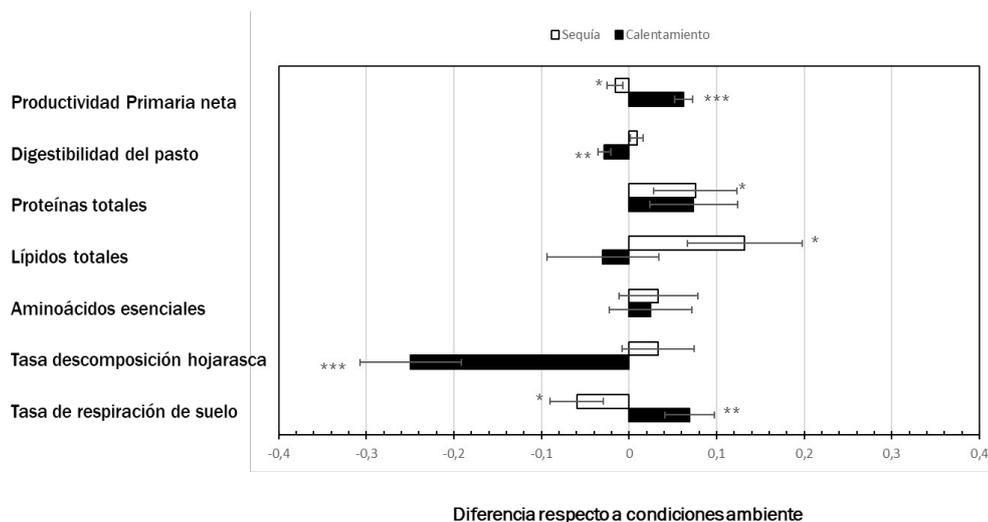


Figura 2. Impacto de los dos estresores climáticos (calentamiento en color negro y sequía en color blanco) sobre las siete propiedades ecosistémicas consideradas en este estudio. Se representa el valor promedio de las diferencias entre parcelas manipuladas climáticamente (mediante cámaras de calentamiento o exclusiones de lluvia) y parcelas en condiciones ambiente (no manipuladas). Con el fin de poder comparar el impacto de ambos estresores climáticos sobre las diferentes propiedades ecosistémicas independientemente de la magnitud de sus valores, todas estas variables fueron previamente escaladas en un rango de 0 a 1. Los efectos significativos de los estresores climáticos son expresados mediante asteriscos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

De manera interesante, los efectos de los estresores climáticos sobre algunas de las

propiedades ecosistémicas difirieron en función del tipo de hábitat (Tabla 1). Así, la reducción de la digestibilidad del pasto en condiciones de calentamiento fue significativa en las parcelas ubicadas en pastizal abierto, pero no en aquellas localizadas bajo el dosel arbóreo. Del mismo modo, las diferencias encontradas entre escenarios climáticos para la tasa de respiración de suelo solo aparecieron en los hábitats de pastizal. El resto de propiedades ecosistémicas mostraron una tendencia similar en ambos tipos de hábitats (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen del grado de significación de los efectos ejercidos por ambos estresores climáticos (i.e. calentamiento y sequía) sobre siete propiedades ecosistémicas (productividad primaria neta, digestibilidad del pasto, proteínas totales, lípidos totales, aminoácidos esenciales, tasa de descomposición de hojarasca y tasa de respiración de suelo) en función del tipo de hábitat (bajo árbol versus pastizal).

Propiedad ecosistémica	BAJO ÁRBOL		PASTIZAL	
	Efecto calentamiento	Efecto sequía	Efecto calentamiento	Efecto sequía
Productividad primaria neta	***	*	***	*
Digestibilidad del pasto	ns	ns	**	ns
Proteínas totales	ns	*	ns	*
Lípidos totales	ns	*	ns	*
Aminoácidos esenciales	ns	ns	ns	ns
Tasa descomposición hojarasca	***	ns	*	ns
Tasa respiración de suelo	ns	ns	**	*

5. Discusión

Los resultados de nuestro experimento de simulación de cambio climático indican que las futuras condiciones climáticas podrían alterar tanto la composición vegetal del estrato herbáceo como el funcionamiento de las dehesas mediterráneas, con efectos contrastados de los dos estresores abióticos estudiados.

5.1 Impacto del cambio climático sobre la composición y funcionamiento de la vegetación herbácea

Los resultados de nuestro estudio experimental en dehesas del sur de España indican que la producción de pastos (tanto en cantidad como en calidad) podría verse alterada bajo escenarios futuros de mayor aridez. Así, el calentamiento experimental indujo un aumento significativo de la productividad primaria neta, mientras que la reducción de lluvia ocasionó el efecto contrario. Estudios previos han demostrado que una mayor temperatura tiende a potenciar el crecimiento de las plantas al aumentar la tasa fotosintética y prolongar el período de actividad vegetativa como resultado de una germinación más temprana y un inicio anticipado del follaje (PIAO et al., 2019). Por otro lado, la reducción de la



productividad primaria neta causada por la disminución de la lluvia podría ser consecuencia de una menor disponibilidad de agua en el suelo para las plantas, lo que dificulta el establecimiento de plántulas y reduce la actividad fotosintética y el desarrollo de las mismas (DIMITRAKOPOULOS & BEMMERZOUK, 2003). Además, la reducción de agua en el suelo también tiende a reducir la disponibilidad de nutrientes para las plantas al verse limitados algunos procesos microbianos del suelo y, por ende, los flujos de CO₂ del ecosistema, lo que se traduce en un descenso de la productividad primaria neta (SARDANS et al., 2008; WU et al., 2011). Este resultado coincide con trabajos previos que mostraron evidencias de un impacto negativo del estrés hídrico sobre la diversidad de la vegetación y la productividad primaria neta (WELTZIN et al., 2003; KOCHY et al., 2008; STERNBERG et al., 2015).

Tanto la sequía experimental como el calentamiento ejercieron un impacto significativo en la calidad de los pastos. En primer lugar, la digestibilidad del pasto fue significativamente menor en aquellas unidades experimentales sometidas a calentamiento. Este resultado podría ser debido a que las plantas tienden a adelantar su periodo reproductivo en respuesta al aumento de la temperatura, alcanzando antes la madurez y la senescencia (WHITTINGTON et al., 2015; VALENCIA et al., 2016; MOORE & LAUENROTH, 2017). En general, las plantas maduras muestran un mayor contenido de fibras y lignina, y una reducción del nivel de proteínas, disminuyendo así su digestibilidad (NEEL et al., 2008; NORDHEIM-VIKEN et al., 2009; HABERMANN et al., 2019b). En segundo lugar, las comunidades vegetales sometidas a sequía experimental acumularon mayor cantidad de proteínas y lípidos totales en su biomasa aérea, mejorando así su calidad. Esto coincide con estudios previos que encontraron un mayor contenido en ambos tipos de nutrientes en algunas especies de plantas sometidas a condiciones más estresantes, como resultado de un mecanismo de tolerancia a la sequía (LI et al., 2018; MI et al., 2022). Por ejemplo, la proteína cruda suele aumentar como resultado de la acumulación de N cuando se intensifica el déficit hídrico (ABREU et al., 1993; DUMONT et al., 2015), principalmente debido a la síntesis de proteínas inducidas por el estrés para mantener el potencial osmótico de las células y el estado fisiológico de la planta (LI et al., 2010).

Además de los efectos directos de ambos estresores climáticos, el cambio climático también podría afectar indirectamente a las propiedades ecosistémicas cuantificadas en este estudio a través de cambios significativos en la composición de especies del estrato herbáceo y en los rasgos funcionales de las comunidades vegetales (KLANDERUD & TOTLAND, 2005; GORNISH & TYLIANAKIS, 2013). Por un lado, nuestros resultados revelaron que las gramíneas tienden a incrementar su abundancia tras un aumento experimental de la temperatura (HIDALGO-GÁLVEZ et al. 2022), como fue el caso de *Avena barbata* Pott ex Link. Este predominio de gramíneas en condiciones más cálidas podría explicar parcialmente la mayor productividad primaria neta y la menor digestibilidad del pasto detectada en el tratamiento experimental de calentamiento. De manera similar, Vázquez de Aldana et al. (2008) demostraron que un aumento de las precipitaciones durante la primavera favoreció la presencia de leguminosas, lo que proporciona un pasto con mayor contenido proteico y mejor digestibilidad, mientras que en primaveras más secas aumentó la proporción de gramíneas y, por lo tanto, el contenido de lignina fue más elevado. Por otro lado, las comunidades vegetales exhibieron mayor altura media en el tratamiento de calentamiento y menor porte en aquellas unidades experimentales sometidas a una reducción del nivel de precipitaciones (HIDALGO-GÁLVEZ et al. 2022). Esto podría explicar el incremento de la productividad



primaria neta con el calentamiento simulado en este estudio, dada la alta correlación detectada entre esta variable respuesta y la altura de las plantas a nivel de comunidad. Estudios previos también encontraron que la altura y la biomasa vegetal incrementaron con el aumento de la temperatura (CHANG et al., 2005; HABERMANN et al., 2019a, c) como consecuencia de una aceleración de las reacciones bioquímicas en la comunidad herbácea (COPELAND, 2000).

5.2 Impacto del cambio climático sobre los procesos biogeoquímicos del suelo

Los resultados de nuestro trabajo experimental demuestran que algunos procesos biogeoquímicos que acontecen en el suelo, como la tasa de respiración y de descomposición de hojarasca, podrían verse alterados bajo escenarios futuros de mayor aridez. Por un lado, la respiración del suelo aumentó significativamente en el tratamiento de calentamiento durante el periodo de muestreo. Este hallazgo es similar al encontrado previamente en diferentes regiones del mundo, como zonas boreales (TREMBLAY et al., 2018), templadas (LIU et al., 2016b), áridas (LIU et al., 2016c) y mediterráneas (ESCOLAR et al., 2015; REYNOLDS et al., 2015). Sin embargo, no está claro si este aumento podría mantenerse de manera prolongada en el tiempo, pues existen evidencias de que la respiración del suelo tiende a aclimatarse al calentamiento cuando este se mantiene durante varios años (DOMÍNGUEZ et al., 2015; CAREY et al., 2016; RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al., 2022). Aunque en este manuscrito solo mostramos los resultados de la primavera, el incremento de la respiración del suelo en respuesta al calentamiento fue particularmente acusado en invierno y otoño, cuando las bajas temperaturas podrían limitar la actividad del suelo y de las raíces. Sin embargo, el efecto del calentamiento no fue significativo durante los meses de verano, probablemente porque las temperaturas alcanzadas en el área de estudio (por encima de 30 °C) superan la temperatura óptima para la respiración autótrofa y heterótrofa (CAREY et al., 2016). Además, la humedad del suelo limita significativamente la actividad microbiana y de las raíces durante el verano.

Por otro lado, el tratamiento de sequía redujo significativamente la respiración del suelo. En ecosistemas donde el agua es limitante durante al menos parte del año, como los ecosistemas mediterráneos, los patrones estacionales de respiración del suelo están determinados en gran medida por la disponibilidad hídrica (TALMON et al., 2011; MATÍAS et al., 2012; REYNOLDS et al., 2015; RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al., 2019). La sequía suprime el crecimiento de las raíces y microorganismos, y reduce la difusión de sustratos y enzimas en el suelo (DAVIDSON & JANSSENS, 2006), limitando las actividades biológicas en este y, por ello, reduciendo la respiración tanto rizosférica como heterotrófica. Además, muchos microorganismos quedan inactivos cuando las condiciones se vuelven desfavorables, como en el caso de las sequías (SCHIMMEL, 2018).

Finalmente, el aumento experimental de la temperatura ejerció un efecto negativo sobre la tasa de descomposición de hojarasca. Este resultado fue inesperado, teniendo en cuenta que las tasas de respiración fueron más altas en el escenario de calentamiento. Estudios previos muestran que el impacto del calentamiento sobre este proceso biogeoquímico puede variar en función de la disponibilidad de agua en el suelo. CANESSA et al. (2020) detectaron un impacto positivo de la temperatura sobre la tasa de descomposición de hojarasca en zonas con un alto nivel de precipitaciones y elevados valores de humedad del suelo. Esto parece indicar que la temperatura tiende a aumentar la tasa de descomposición siempre que el agua no sea un factor limitante, pudiendo llegar a ejercer un efecto opuesto



cuando la disponibilidad hídrica es más baja. Otra posible explicación a este inesperado resultado podría estar relacionada con las características fenológicas y/o químicas de la comunidad de plantas que se desarrolló bajo temperaturas más elevadas. Tal y como detectamos en nuestro estudio, los pastos sometidos al calentamiento experimental adelantaron su fenología reproductiva y presentaron un mayor contenido de fibras y lignina, pudiendo ralentizar así la tasa de descomposición de su biomasa.

5.3 Efecto amortiguador del dosel arbóreo

Nuestros hallazgos revelaron que la copa de los árboles podría amortiguar el impacto del cambio climático sobre el funcionamiento de las dehesas mediterráneas, pero esto solo fue evidente para dos de las siete propiedades ecosistémicas cuantificadas en este estudio: la digestibilidad del pasto y la tasa de respiración del suelo.

Por un lado, el descenso de la digestibilidad del pasto en condiciones de calentamiento fue significativo en el hábitat de pastizal abierto, pero no bajo la copa de los árboles. Este efecto amortiguador de los árboles fue promovido por una mejora del estrés térmico gracias a la sombra aportada por los árboles, que ha sido identificado en nuestro estudio como el principal factor de estrés abiótico que reduce la digestibilidad del pasto (HIDALGO-GÁLVEZ et al., 2022). Bajo estas condiciones más favorables, un ligero aumento de la temperatura no fue suficiente para causar cambios significativos en el ciclo fenológico de las comunidades de plantas presentes en este hábitat, reduciendo así el impacto del calentamiento sobre la digestibilidad del pasto. De manera similar, otros estudios anteriores han demostrado que la sombra de los árboles ejerce un efecto amortiguador sobre el estrés térmico y el exceso de irradiación, originando beneficios sobre la producción y la calidad de los cultivos (LIN et al., 2007; LOTT et al., 2009; BAYALA et al., 2014; SIDA et al., 2018).

El efecto amortiguador del árbol sobre la digestibilidad del pasto también podría ser una consecuencia de las alteraciones en la estructura y composición funcional del estrato herbáceo inducidas por la sombra del dosel arbóreo. En un estudio anterior usando la misma infraestructura de simulación de cambio climático (HIDALGO-GÁLVEZ et al., 2022), detectamos diferentes rasgos funcionales según las condiciones microclimáticas generadas bajo las copas de los árboles. Por un lado, observamos que las comunidades herbáceas ubicadas bajo los árboles desarrollaron valores más elevados de SLA, probablemente como una estrategia efectiva para aumentar la captación de luz en estos hábitats (STEINGER et al., 2003; CURT et al., 2005). Por otro lado, estas comunidades de plantas que crecen bajo el dosel arbóreo exhibieron un mayor contenido de nitrógeno, probablemente como resultado de la mineralización del exceso de materia orgánica y nutrientes procedentes de la hojarasca arbórea (GALLARDO, 2003; CUBERA et al., 2009; BARNES et al., 2011). Estos atributos funcionales inducidos por la copa de los árboles, que a menudo confieren un mayor valor nutricional a la biomasa vegetal, probablemente atenuaron el impacto del cambio climático simulado sobre la digestibilidad del pasto.

Por otro lado, la cobertura arbórea atenuó el impacto de las alteraciones climáticas sobre la tasa de respiración del suelo en primavera. Así, el impacto de ambos estresores climáticos se redujo y dejó de ser significativo bajo la copa de los árboles. Este resultado es posiblemente consecuencia de las alteraciones microclimáticas inducidas por la copa de los árboles, que reducen la temperatura y



la evaporación de agua, disminuyendo así tanto el estrés térmico como el hídrico. Esta mitigación del nivel de estrés abiótico no solo modifica la composición y diversidad de la comunidad vegetal (MARTINS-NOGUEROL et al., 2023), sino también de la comunidad de hongos y bacterias del suelo (GIL-MARTÍNEZ et al., 2025), pudiendo repercutir así en los procesos biogeoquímicos que acontecen en el mismo.

6. Conclusiones

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que las alteraciones climáticas pronosticadas por los modelos de cambio global para la región mediterránea alterarán la composición vegetal y el funcionamiento de los ecosistemas de dehesas. Así, por ejemplo, los esperables cambios en la producción del pasto (tanto en cantidad como en calidad) bajo escenarios futuros de mayor aridez acarrearán consecuencias potenciales para el ganado que se alimenta de él, así como para los ganaderos que obtienen beneficios económicos de los productos que derivan del mismo (calidad de la leche, carne, etc.; PEARCE et al., 2010; ALOTHMAN et al., 2019).

Sin embargo, los efectos de ambos estresores climáticos – a veces opuestos - y la capacidad de los árboles para mitigar los efectos de la sequía y/o del calentamiento, generan grandes incertidumbres en los modelos de predicción ecológica. En consecuencia, los resultados de este trabajo resaltan la importancia de mantener una densidad de árboles óptima que aminore el impacto negativo del cambio climático sobre algunas propiedades ecosistémicas clave y ayude a combatir el deterioro o desaparición de este tipo de ecosistemas.

7. Agradecimientos

Este estudio no habría sido posible sin la ayuda de numerosos estudiantes de grado y máster, destacando a Sol Santolaya, Marcelino Martínez-Muñoz, Katharina Wald, Alejandro Villar, Margarita Cuadrado y María Teresa Hidalgo-Fernández. Queremos agradecer también a María Dolores Carbonero y Rafael Muñoz las facilidades que nos han aportado para poder montar las infraestructuras de simulación de cambio climático en sus fincas privadas.

8. Bibliografía

- ABREU, J. D. M.; FLORES, I.; DE ABREU, F. M. G.; MADEIRA, M. V.; 1993. Nitrogen uptake in relation to water availability in wheat. *Plant Soil*, 154(1), 89–96.
- ALAIZ, M.; NAVARRO, J. L.; GIRON, J.; VIOQUE, E.; 1992. Amino acid analysis by high-performance liquid chromatography after derivatization with diethyl ethoxymethylenemalonate. *J. Chromatogr. A*, 591(1–2), 181–186.
- ALOTHMAN, M.; HOGAN, S.A.; HENNESSY, D.; DILLON, P.; KILCAWLEY, K.N.; O'DONOVAN, M.; ... O'CALLAGHAN, T.F., 2019. The 'grass-fed' milk story: Understanding the impact of pasture feeding on the composition and quality of bovine milk. *Foods* 8(8), 350.
- ANSQUER, P.; DURU, M.; THEAU, J.P.; CRUZ, P., 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Ann. Bot.* 103(1), 117-126.
- BARNES, P.; WILSON, B.R.; TROTTER, M.G.; LAMB, D.W.; REID, N.; KOEN, T.; BAYERLEIN, L., 2011. The patterns of grazed pasture associated with scattered trees across an Australian temperate landscape: An investigation of pasture quantity and quality. *Rangeland J.* 33(2), 121-130.



- BAYALA, J.; SANOU, J.; TEKLEHAIMANOT, Z.; KALINGANIRE, A.; OUÉDRAOGO, S.J., 2014. Parklands for buffering climate risk and sustaining agricultural production in the Sahel of West Africa. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 6, 28-34.
- BELSKY, A.J., 1994. Influences of trees on savanna productivity: Tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75(4), 922-932.
- CANESSA, R.; VAN DEN BRINK, L.; SALDAÑA, A.; RIOS, R. S.; HÄTTENSCHWILER, S.; MUELLER, C. W.; ...; BADER, M. Y.; 2021. Relative effects of climate and litter traits on decomposition change with time, climate and trait variability. *J. Ecol.*, 109(1), 447-458.
- CAREY, J.C.; TANG, J.; TEMPLER, P.H.; KROEGER, K.D.; CROWTHER, T.W.; BURTON, A.J.; ... & TIETEMA, A. (2016). Temperature response of soil respiration largely unaltered with experimental warming. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 113(48), 13797-13802.
- CHANG, X.; ALDERSON, P. & WRIGHT, C. (2005). Effect of temperature integration on the growth and volatile oil content of basil (*Ocimum basilicum* L.). *J. Hortic. Sci. Biotechnol.*, 80(5), 593-598.
- COPELAND, R.A. (2000). *Enzymes: A practical introduction to structure, mechanism, and data analysis*. John Wiley and Sons.
- CUBERA, E.; NUNES, J.M.; MADEIRA, M. & GAZARINI, L. (2009). Influence of *Quercus ilex* trees on herbaceous production and nutrient concentrations in southern Portugal. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 172(4), 565-571.
- CURT, T.; COLL, L.; PRÉVOSTO, B.; BALANDIER, P. & KUNSTLER, G. (2005). Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Ann. For. Sci.*, 62(1), 51-60.
- DAVIDSON, E.A. & JANSSENS, I.A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440, 165-173.
- DIMITRAKOPOULOS, A. P.; BEMMERZOUK, A. M.; 2003. Predicting live herbaceous moisture content from a seasonal drought index. *Int. J. Biometeorol.*, 47(2), 73-79.
- DOMÍNGUEZ, M.T.; SOWERBY, A.; SMITH, A.R.; ROBINSON, D.A.; VAN BAARSEL, S.; MILLS, R.T.; ... & EMMETT, B.A. (2015). Sustained impact of drought on wet shrublands mediated by soil physical changes. *Biogeochemistry*, 122(2), 151-163.
- DUMONT, B.; ANDUEZA, D.; NIDERKORN, V.; LÜSCHER, A.; PORQUEDDU, C. & PICON-COCHARD, C. (2015). A meta-analysis of climate change effects on forage quality in grasslands: Specificities of mountain and Mediterranean areas. *Grass Forage Sci.*, 70(2), 239-254.
- DURAND, J.L.; GONZALEZ-DUGO, V. & GASTAL, F. (2010). How much do water deficits alter the nitrogen nutrition status of forage crops? *Nutr. Cycl. Agroecosyst.*, 88(2), 231-243.
- ESCOLAR, C.; MAESTRE, F.T. & REY, A. (2015). Biocrusts modulate warming and rainfall exclusion effects on soil respiration in a semi-arid grassland. *Soil Biol. Biochem.*, 80, 9-17.
- FAY, P.A.; BLAIR, J.M.; SMITH, M.D.; NIPPERT, J.B.; CARLISLE, J.D. & KNAPP, A.K. (2011). Relative effects of precipitation variability and warming on tallgrass prairie ecosystem function. *Biogeosciences*, 8(10), 3053-3068.
- FLANAGAN, L.B.; SHARP, E.J. & LETTS, M.G. (2013). Response of plant biomass and soil respiration to experimental warming and precipitation manipulation in a



Northern Great Plains grassland. *Agric. For. Meteorol.*, 173, 40-52.

FROST, W.E. & MCDOUGALD, N.K. (1989). Tree canopy effects on herbaceous production of annual rangeland during drought. *Rangel. Ecol. Manag.*, 42(4), 281-283.

GALLARDO, A. (2003). Effect of tree canopy on the spatial distribution of soil nutrients in a Mediterranean Dehesa. *Pedobiologia*, 47(2), 117-125.

GLASSER, F.; DOREAU, M.; MAXIN, G.; BAUMONT, R.; 2013. Fat and fatty acid content and composition of forages: A meta-analysis. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 185(1-2), 19-34.

GORNISH, E.S. & TYLIAKIS, J.M. (2013). Community shifts under climate change: Mechanisms at multiple scales. *Am. J. Bot.*, 100(7), 1422-1434.

HABERMANN, E.; SAN MARTIN, J.A.B.; CONTIN, D.R.; BOSSAN, V.P.; BARBOZA, A.; BRAGA, M.R.; ... & MARTINEZ, C.A. (2019a). Increasing atmospheric CO₂ and canopy temperature induces anatomical and physiological changes in leaves of the C₄ forage species *Panicum maximum*. *PLoS One*, 14(2), e0212506.

HABERMANN, E.; DIAS DE OLIVEIRA, E.A.; CONTIN, D.R.; DELVECCHIO, G.; VICIEDO, D.O.; DE MORAES, M.A.; ... & MARTINEZ, C.A. (2019b). Warming and water deficit impact leaf photosynthesis and decrease forage quality and digestibility of a C₄ tropical grass. *Physiol. Plant.*, 165(2), 383-402.

HABERMANN, E.; DIAS DE OLIVEIRA, E.A.; CONTIN, D.R.; SAN MARTIN, J.A.; CURTARELLI, L.; GONZALEZ-MELER, M.A. & MARTINEZ, C.A. ; 2019c. Stomatal development and conductance of a tropical forage legume are regulated by elevated [CO₂] under moderate warming. *Front. Plant Sci.*, 10, 609.

HIDALGO-GÁLVEZ, M. D.; BARKAOU, K.; FLORENCE, V.; MATÍAS, L.; CAMBROLLÉ, J.; FERNÁNDEZ-REBOLLO, P.; CARBONERO, M. D.; PÉREZ-RAMOS, I. M.; 2022. Can trees buffer the impact of climate change on pasture production and digestibility of Mediterranean dehesas? *Sci. Total Environ.*, 835, 155535.

IPCC ; 2021. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [MASSON-DELMOTTE, V.; ZHAI, P.; PIRANI, A.; CONNORS, S.L.; PÉAN, C.; BERGER, S.; CAUD, N.; CHEN, Y.; GOLDFARB, L.; GOMIS, M.I.; HUANG, M.; LEITZELL, K.; LONNOY, E.; MATTHEWS, J.B.R.; MAYCOCK, T.K.; WATERFIELD, T.; YELEKÇI, O.; YU, R. & ZHOU, B. (eds.)]. Cambridge University Press. In Press

JENTSCH, A. & BEIERKUHNLEIN, C. ; 2008. Research frontiers in climate change: Effects of extreme meteorological events on ecosystems. *Compt. Rendus Geosci.*, 340(9-10), 621-628.

JOFFRE, R. & RAMBAL, S. ; 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecol. - Oecol. Plant.*, 9(4), 405-422.

KLANDERUD, K. & TOTLAND, Ø. ; 2005. Simulated climate change altered dominance hierarchies and diversity of an alpine biodiversity hotspot. *Ecology*, 86(8), 2047-2054.

KOLB, R. M.; PILON, N. A. L.; DURIGAN, G.; 2016. Factors influencing seed germination in Cerrado grasses. *Acta Bot. Bras.*, 30, 87-92.

KÖCHY, M.; MATHAJ, M.; JELTSCH, F. & MALKINSON, D. ; 2008. Resilience of stocking capacity to changing climate in arid to Mediterranean landscapes. *Reg. Environ. Change*, 8(2), 73-87.



LEE, M.A.; DAVIS, A.P.; CHAGUNDA, M.G. & MANNING, P. ; 2017. Forage quality declines with rising temperatures, with implications for livestock production and methane emissions. *Biogeosciences*, 14(6), 1403-1417.

LI, D.; LI, C.; SUN, H.; WANG, W.; LIU, L.; ZHANG, Y.; 2010. Effects of drought on soluble protein content and protective enzyme system in cotton leaves. *Front. Agric. China*, 4(1), 56.

LI, C.; PENG, F.; XUE, X.; YOU, Q.; LAI, C.; ZHANG, W.; CHENG, Y.; 2018. Productivity and quality of alpine grassland vary with soil water availability under experimental warming. *Front. Plant Sci.*, 9, 1790.

LIN, B.B. ; 2007. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. *Agric. For. Meteorol.*, 144(1-2), 85-94.

LIU, L.; WANG, X.; LAJEUNESSE, M.J.; MIAO, G.; PIAO, S.; WAN, S.; ... & DENG, M. ; 2016a. A cross-biome synthesis of soil respiration and its determinants under simulated precipitation changes. *Global Change Biol.*, 22(4), 1394-1405.

LIU, Y.; LIU, S.; WAN, S.; WANG, J.; LUAN, J. & WANG, H. ; 2016b. Differential responses of soil respiration to soil warming and experimental throughfall reduction in a transitional oak forest in central China. *Agric. For. Meteorol.*, 226, 186-198.

LIU, T.; XU, Z.Z.; HOU, Y.H. & ZHOU, G.S. ; 2016c. Effects of warming and changing precipitation rates on soil respiration over two years in a desert steppe of northern China. *Plant Soil*, 400(1-2), 15-27.

LOTT, J.E.; ONG, C.K. & BLACK, C.R. ; 2009. Understorey microclimate and crop performance in a *Grevillea robusta*-based agroforestry system in semi-arid Kenya. *Agric. For. Meteorol.*, 149(6-7), 1140-1151.

LUDWIG, F.; DAWSON, T.E.; DE KROON, H.; BERENDSE, F. & PRINS, H.H.T. ; 2003. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia*, 134(3), 293-300.

LUDWIG, F.; DAWSON, T.E.; PRINS, H.H.T.; BERENDSE, F. & DE KROON, H. ; 2004a. Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Lett.*, 7(8), 623-631.

LUDWIG, F.; DE KROON, H.; BERENDSE, F. & PRINS, H.H.T. ; 2004b. The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecol.*, 170(1), 93-105.

LUDWIG, F.; DE KROON, H. & PRINS, H.H.T. ; 2008. Impacts of savanna trees on forage quality for a large African herbivore. *Oecologia*, 155(3), 487-496.

MARAÑÓN, T.; PÉREZ-RAMOS, I. M.; VILLAR, R.; ACÁCIO, V.; ARANDA, I.; CAMARERO, J. J.; DE LA RIVA, E.; DOMÍNGUEZ, M. T.; FERNÁNDEZ-REBOLLO, P.; QUIERO, J. L.; RAMÍREZ-VALIENTE, J. A.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; VALBUENA-CARABAÑA, M.; 2020. Iberian oaks coping with global change: ecological processes and management processes. In *Quercus: Classification, Ecology and Uses* (B. J. Steffensen, Ed.), Nova Science Publishers, Nueva York.

MARTÍNEZ, C. A.; BIANCONI, M.; SILVA, L.; APPROBATO, A.; LEMOS, M.; SANTOS, L.; ...; MANCHON, F.; 2014. Moderate warming increases PSII performance, antioxidant scavenging systems and biomass production in *Stylosanthes capitata* Vogel. *Environ. Exp. Bot.*, 102, 58-67.

MARTINS-NOGUEROL, R.; MORENO-PÉREZ, A. J.; PEDROCHE, J.; GALLEGO-TÉVAR,



B.; CAMBROLLÉ, J.; MATÍAS, L.; FERNÁNDEZ-REBOLLO, P.; MARTÍNEZ-FORCE, E.; PÉREZ-RAMOS, I. M.; 2023. Climate change alters pasture productivity and quality: Impact on fatty acids and amino acids in Mediterranean silvopastoral ecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 358, 108703.

MATÍAS, L.; CASTRO, J. & ZAMORA, R. ; 2011. Soil nutrient availability under a global change scenario in a Mediterranean mountain ecosystem. *Global Change Biol.*, 17(4), 1646-1657.

MATÍAS, L.; CASTRO, J. & ZAMORA, R. ; 2012. Effect of simulated climate change on soil respiration in a Mediterranean-type ecosystem: Rainfall and habitat type are more important than temperature or the soil carbon pool. *Ecosystems*, 15(2), 299-310.

MOORE, L.M. & LAUENROTH, W.K. ; 2017. Differential effects of temperature and precipitation on early- vs. late-flowering species. *Ecosphere*, 8(5), e01819.

MORENO, G. ; 2008. Response of understorey forage to multiple tree effects in Iberian dehesas. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 123(1-3), 239-244.

MI, Z.; MA, Y.; LIU, P.; ZHANG, H.; ZHANG, L.; JIA, W.; ZHU, X.; WANG, Y.; ZHANG, C.; DU, L.; LI, X.; CHEN, H.; HAN, T.; LIU, H.; 2022. Combining metabolic analysis with biological endpoints provides a view into the drought resistance mechanism of *Carex breviculmis*. *Front. Plant Sci.*, 13.

MILBERG, P.; ANDERSSON, L.; THOMPSON, K.; 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Sci. Res.*, 10(1), 99-104.

MYERS, N.; MITTERMELER, R. A.; MITTERMELER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J.; 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.

NEEL, J.P.S.; FELDHAKE, C.M. & BELESKY, D.P. ; 2008. Influence of solar radiation on the productivity and nutritive value of herbage of cool-season species of an understorey sward in a mature conifer woodland. *Grass Forage Sci.*, 63(1), 38-47.

NORDHEIM-VIKEN, H.; VOLDEN, H. & JØRGENSEN, M. ; 2009. Effects of maturity stage, temperature and photoperiod on growth and nutritive value of timothy (*Phleum pratense* L.). *Anim. Feed Sci. Technol.*, 152(3-4), 204-218.

OCHOA-HUESO, R.; MUNZI, S.; ALONSO, R.; ARRÓNIZ-CRESPO, M.; AVILA, A.; BERMEJO, V.; BOBBINK, R.; BRANQUINHO, C.; CONCOSTRINA-ZUBIRI, L.; CRUZ, C.; STEVENS, C.J.; THEOBALD, M.R., 2017. Ecological impacts of atmospheric pollution and interactions with climate change in terrestrial ecosystems of the Mediterranean Basin: current research and future directions. *Environ. Pollut.* 227, 194-206.

PEARCE, K.L.; NORMAN, H.C. & HOPKINS, D.L. ; 2010. The role of saltbush-based pasture systems for the production of high quality sheep and goat meat. *Small Rumin. Res.*, 91(1), 29-38.

PIAO, S.; LIU, Q.; CHEN, A.; JANSSENS, I.A.; FU, Y.; DAI, J.; LIU, L.; LIAN, X.; SHEN, M.; ZHU, X., 2019. Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges. *Glob. Chang. Biol.* 25, 1922-1940.

RAICH, J.W.; POTTER, C.S. & BHAGAWATI, D. ; 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94. *Global Change Biol.*, 8(8), 800-812.

REYNOLDS, L.L.; JOHNSON, B.R.; PFEIFER-MEISTER, L. & BRIDGHAM, S.D. ; 2015.



Soil respiration response to climate change in Pacific Northwest prairies is mediated by a regional Mediterranean climate gradient. *Global Change Biol.*, 21(1), 487-500.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; SALOMÓN, R.; BARBA, J.; GORDALIZA, G.G.; CUIRIEL YUSTE, J.; MAGRO, C. & GIL, L. ; 2019. Regeneration in the understory of declining overstory trees contributes to soil respiration homeostasis along succession in a sub-Mediterranean beech forest. *Forests*, 10(9), 727.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; CHANO, V.; MATÍAS, L.; HIDALGO-GALVEZ, M.D.; CAMBROLLÉ, J.; PÉREZ-RAMOS, I.M., 2022. Three years of warming and rainfall reduction alter leaf physiology but not relative abundance of an annual species in a Mediterranean savanna. *J. Plant Physiol.* 275, 153761.

ROSA, M.; PRADO, C.; PODAZZA, G.; INTERDONATO, R.; GONZÁLEZ, J.A.; HILAL, M. & PRADO, F.E. ; 2009. Soluble sugars: Metabolism, sensing and abiotic stress: A complex network in the life of plants. *Plant Signal. Behav.*, 4(5), 388-393.

SARDANS, J.; PEÑUELAS, J.; ESTIARTE, M.; PRIETO, P., 2008. Warming and drought alter C and N concentration, allocation and accumulation in a Mediterranean shrubland. *Glob. Chang. Biol.* 14(10), 2304–2316.

SCHIMMEL, J.P. ; 2018. Life in dry soils: Effects of drought on soil microbial communities and processes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 49, 409-432.

SIDA, T.S.; BAUDRON, F.; KIM, H. & GILLER, K.E. ; 2018. Climate-smart agroforestry: *Faidherbia albida* trees buffer wheat against climatic extremes in the Central Rift Valley of Ethiopia. *Agric. For. Meteorol.*, 248, 339-347.

STEINGER, T.; ROY, B.A. & STANTON, M.L. ; 2003. Evolution in stressful environments II: Adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. *J. Evol. Biol.*, 16(2), 313-323.

STERNBERG, M.; GABAY, O.; ANGEL, D.; BARNEAH, O.; GAFNY, S.; GASITH, A.; ... & ZOHARY, T. ; 2015. Impacts of climate change on biodiversity in Israel: An expert assessment approach. *Reg. Environ. Change*, 15(5), 895-906.

SU, M.; CHEN, D.; ZHOU, J.; SHEN, Q., 2022. Effects of different dietary carbohydrate sources on the meat quality and flavor substances of Xiangxi Yellow Cattle. *Animals* 12(9), 1136.

TALMON, Y.; STERNBERG, M. & GRUENZWEIG, J.M. ; 2011. Impact of rainfall manipulations and biotic controls on soil respiration in Mediterranean and desert ecosystems along an aridity gradient. *Global Change Biol.*, 17(2), 1108-1118.

TRAMBLAY, Y.; KOUTROULIS, A.; SAMANIEGO, L.; VICENTE-SERRANO, S.M.; VOLAIRE, F.; BOONE, A.; ... & CAILLERET, M. ; 2020. Challenges for drought assessment in the Mediterranean region under future climate scenarios. *Earth-Sci. Rev.*, 103348.

TREMBLAY, S.L.; D'ORANGEVILLE, L.; LAMBERT, M.C. & HOULE, D. ; 2018. Transplanting boreal soils to a warmer region increases soil heterotrophic respiration as well as its temperature sensitivity. *Soil Biol. Biochem.*, 116, 203-212.

VALENCIA, E.; MÉNDEZ, M.; SAAVEDRA, N. & MAESTRE, F.T. ; 2016. Plant size and leaf area influence phenological and reproductive responses to warming in semiarid Mediterranean species. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 21, 31-40.

VÁZQUEZ DE ALDANA, B.R.; GARCÍA-CIUDAD, A. & GARCÍA-CRIADO, B. ; 2008. Interannual variations of above-ground biomass and nutritional quality of



Mediterranean grasslands in Western Spain over a 20-year period. *Aust. J. Agric. Res.*, 59(8), 769-779.

VICIEDO, D.O.; DE MELLO PRADO, R.; MARTÍNEZ, C.A.; HABERMANN, E. & DE CÁSSIA PICOLO, M. ; 2019. Short-term warming and water stress affect *Panicum maximum* Jacq. stoichiometric homeostasis and biomass production. *Sci. Total Environ.*, 681, 267-274.

WANG, W.; WANG, W.J.; LI, J.S.; WU, H.; XU, C.; LIU, T., 2010. The impact of sustained drought on vegetation ecosystem in Southwest China based on remote sensing. *Procedia Environ. Sci.* 2, 1679-1691.

WANG, Z.; JI, L.; HOU, X. & SCHELLENBERG, M.P. ; 2016. Soil respiration in semiarid temperate grasslands under various land management. *Plos One*, 11(1), e0147987.

WELTZIN, J.F.; LOIK, M.E.; SCHWINNING, S.; WILLIAMS, D.G.; FAY, P.A.; HADDAD, B.M.; ... & ZAK, J.C., 2003. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *Bioscience* 53(10), 941-952.

WESTERN, D.; MOSE, V.N.; WORDEN, J.; MAITUMO, D., 2015. Predicting extreme droughts in savannah Africa: A comparison of proxy and direct measures in detecting biomass fluctuations, trends and their causes. *PLoS One* 10(8), e0136516.

WIDER, R.K.; LANG, G.E., 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63(6), 1636-1642.

WHITTINGTON, H.R.; TILMAN, D.; WRAGG, P.D. & POWERS, J.S. ; 2015. Phenological responses of prairie plants vary among species and year in a three-year experimental warming study. *Ecosphere*, 6(10), 1-15.

WU, G.; BAZER, F.W.; DAI, Z.; LI, D.; WANG, J.; WU, Z., 2014. Amino acid nutrition in animals: protein synthesis and beyond. *Annu. Rev. Anim. Biosci.* 2(1), 387-417.